



Vol. 30, No. 01, pp.19-42/Junio 2017

ISSN-E 1995-9516

Universidad Nacional de Ingeniería

<http://revistas.uni.edu.ni/index.php/Nexo><http://dx.doi.org/10.5377/nexo.v30i01.5170>

CHANCRO RESINOSO DEL PINO (*FUSARIUM CIRCINATUM*) HISTORIA, EVOLUCIÓN, DISPERSIÓN Y ESTRATEGIAS DE MANEJO

PINE PITCH CANKER (*FUSARIUM CIRCINATUM*) HISTORY, EVOLUTION, EPIDEMIOLOGY AND MANAGEMENT STRATEGIES

J. A. Flores-Pacheco

Facultad de Recursos Naturales y Medio Ambiente, Bluefields Indian & Caribbean University-
BICU, Apartado postal N° 88, Avenida Universitaria, Bluefields, Nicaragua
juan18asdrubal@gmail.com

(*recibido/received: 01-Mayo-2017; aceptado/accepted: 26-Junio-2017*)

RESUMEN

La enfermedad denominada con el nombre de Chancro Resinoso del Pino es causada por el hongo ascomicete *Fusarium circinatum* Nirenberg et O'Donnell (teleomorfo= *Gibberella circinata*). Afecta numerosas especies de coníferas y a la fecha tiene presencia en todos los continentes del mundo, a excepción de la Antártida. Debido a las variaciones climatológicas y ambientales a nivel global que han favorecido el rango biológico de dispersión de la enfermedad, sumado al comercio internacional de madera y sus derivados con medidas cuarentenarias insuficientes, actualmente el hongo amenaza con expandirse a zonas libres de la infección. En las zonas donde ya se ha confirmado la presencia de la enfermedad se reportan importantes pérdidas económicas en viveros, semilleros forestales, plantaciones silvestres y comerciales de distintas especies de coníferas. No menos importante pérdida ecosistémica causada por la inestabilidad de los bosques y nichos ecológicos altamente sensibles a las variaciones florísticas. Actualmente es considerada la patología más importante a nivel mundial de las coníferas, tanto silvestres como comerciales, y no posee tratamiento curativo por lo que los esfuerzos están centrados en el tratamiento preventivo. Dentro del ámbito científico destacan las investigaciones en resistencia genética del hospedante y el uso de controladores biológicos que prometan resultados significativos.

Palabras claves: Sanidad forestal; Biocontrol; Selección y Mejora genética; Epidemiología; Fisiología del estrés en plantas.

ABSTRACT

The disease called Pine Pitch Canker is caused by the fungus ascomycete *Fusarium circinatum* Nirenberg et O'Donnell (teleomorph= *Gibberella circinata* Nirenberg et O'Donnell). It affects numerous species of conifers and to date has presence in all the continents of the world, except Antarctica. Due to global climatic and environmental variations that have favored the biological dispersion range of the disease, together with the international trade in wood and its derivatives with insufficient quarantine measures, the fungus currently threatens to spread to areas free of infection. In areas where the presence of the disease has already been confirmed, significant economic losses are reported in nurseries, forest seedlings, wild and commercial plantations of different species of conifers. This must be complemented by the no less important ecosystem loss caused by the instability of forests and ecological niches highly sensitive to floristic variations. It is currently considered the most important pathology in the world of conifers, both wild and commercial, and has no curative treatment, so efforts are focused on preventive treatment. Within the scientific field, the research on genetic resistance of the host and the use of biological controllers that promise significant results stand out.

Keywords: Forest health; Biocontrol; Slection and genetic improvement; Epidemiology; Stress physiology in plants.

1. INTRODUCCIÓN

La enfermedad del Chancro Resinoso del Pino (CRP), es una patología causada por el hongo ascomicete *Fusarium circinatum* Nirenberg & O'Donnell (teleomorfo = *Gibberella circinata* Nirenberg & O'Donnell), afectando principalmente a especies del genero *Pinus* y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) (Nirenberg y O'Donnell, 1998). La enfermedad afecta con más virulencia la especie de *Pinus radiata* D. Don, que es la conífera más plantada en todo el mundo (Pérez, Taboada, Cisneros, Rodríguez, & Álvarez, 2004). La enfermedad fue detectada por primera vez en el sureste de Estados Unidos de América (EEUU) sobre *Pinus virginiana* Mill (Hepting and Roth, 1946), aunque se cree que el patógeno es endémico tanto de dicha zona como de México (Guerra-Santos, 1998). Desde entonces se ha extendido por gran parte de la geografía mundial, en muchos casos a causa de las prácticas de manejo forestal intensivo (Dwinell, 1985). Así, el primer caso de expansión del patógeno fue detectado en Haití afectando a *Pinus occidentalis* (Hepting & Roth, 1953). Sin embargo, no fue hasta 1986 cuando su expansión se aceleró ganando importancia en las plantaciones nativas e industriales de pino a nivel mundial con mayor énfasis en *Pinus radiata* (T.R. Gordon, Storer, & Okamoto, 1996). En el año 1987 se registró la primera infección en Asia, específicamente Japón (Kobayashi & Muramoto, 1989) sobre *Pinus luchuensis*. En el mismo año se detectó en México afectando a *Pinus radiata* (Guerra-Santos, 1998). Desde entonces se ha detectado en 19 especies de pino en la zona central de México (Hodge & Dvorak, 2007). La enfermedad es confirmada en Sudáfrica por Viljoen et al., (1994). En este reporte se confirma que *Fusarium circinatum* es el causante de la pudrición radicular en *Pinus patula*, pero no fue hasta 15 años más tarde comenzó a extenderse a plantaciones de *P. patula* Schlttl & Cham., causando pérdidas millonarias a la industria maderera local (Coutinho, Steenkamp, Mongwaketsi, Wilmot, & Wingfield, 2007) (Fig. 1).

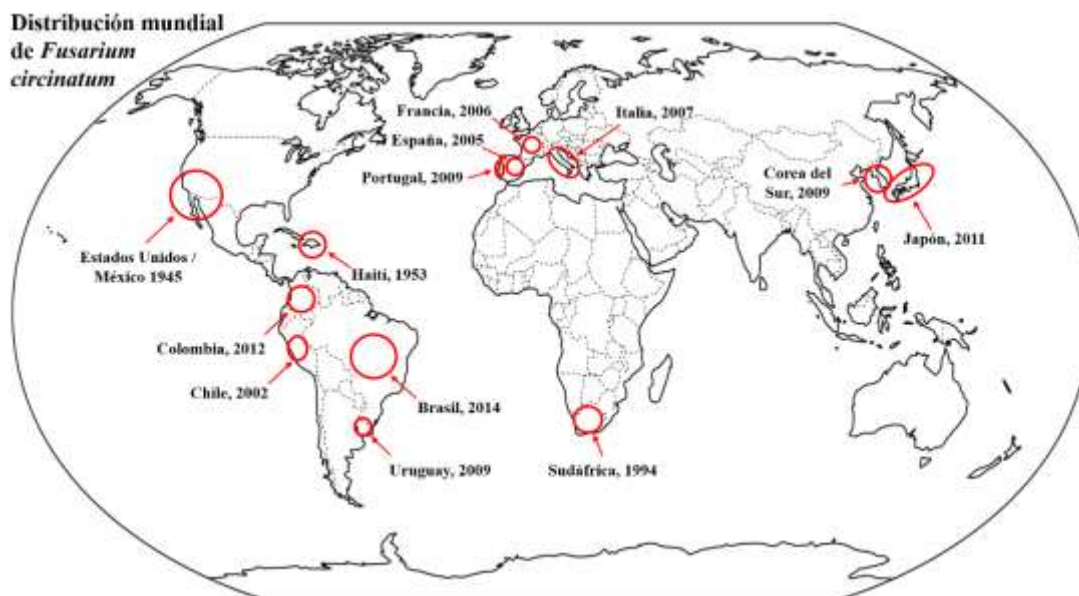


Figura 1. Distribución mundial de *Fusarium circinatum*. Fuente: J.A. Flores-Pacheco.

En los últimos años su expansión ha continuado por diversas áreas del mundo: Chile (Wingfield, et al., 2002), España (D. Dwinell, 1999; Landeras et al., 2005), Francia (EPPO, 2006), Portugal (Bragança, Diogo, Moniz, & Amaro, 2009), Italia (Carlucci et al., 2007), Corea del Sur (Cho & Shin, 2004), Uruguay (Alonso & Bettucci, 2009) y Colombia (Steenkamp et al., 2012). El último reporte confirmado se tiene en Brasil (Pfenning et al., 2014).

Se debe tener en cuenta que el efecto del cambio climático, la globalización que está facilitando la expansión de la enfermedad, que ya por sí sola posee un amplio rango de adaptabilidad a condiciones ambientales (Watt, Ganley, Kriticos, & Manning, 2011). La Autoridad Europea de Seguridad Alimentaria (EFSA) ha establecido recientemente que bajo las condiciones actuales de distribución de los hospedantes y climáticas, las áreas potencialmente amenazadas por el riesgo de expansión del patógeno cubren más de 10 millones de hectáreas, de los aproximadamente 50 millones de hectáreas de bosques de pino en Europa (excepto Rusia europea) (EFSA, 2010). Sin embargo, varios estudios han puesto de manifiesto que el cambio climático va a llevar a una mayor adecuación de *Fusarium circinatum* a zonas libres de enfermedades, basados en parte en el hecho de que la frecuencia de los fenómenos climáticos extremos, tales como la sequía, las inundaciones, las fluctuaciones de altas temperaturas y las tormentas, se incrementará en el corto y mediano plazo (Watt et al., 2011). Dichas infecciones por lo general están asociadas a eventos que tienden a reducir la capacidad defensiva de los bosques acentuando la susceptibilidad a la infección del hongo por vías directas o por asociación con insectos (Diez Casero, 2013).

Dentro de las especies susceptibles a este hongo, hay 60 especies confirmadas de *Pinus* (D. Bezos, Martínez-Álvarez, Fernández, & Diez, 2017). Según estudios realizados todo

indica que *Pinus radiata* es la especie más susceptible en este género (Hodge & Dvorak, 2000; Gordon et al., 2001). Debido a pruebas de susceptibilidad de *Fusarium circinatum* con otras especies de árboles, en la que encontraba alta resistencia al patógeno (McCain, Koehler, & Tjosvold, 1987) se pensó que *Fusarium circinatum* era exclusivamente un agente patógeno de pinos. Sin embargo, estudios más recientes demuestran susceptibilidad en otras coníferas (Martínez-Álvarez, et al., 2014) y de *Pseudotsuga menziesii* (T. R. Gordon, Kirkpatrick, Aegerter, Wood, & Storer, 2006).

Pese a que los potenciales hospedantes de *Fusarium circinatum* son la mayoría de las especies del género *Pinus*, se han descrito algunas aparentes resistencias y diferencias cuantitativas en susceptibilidad (Carrasco, Sanfuentes, Durán, & Valenzuela, 2016). En otras especies, como, por ejemplo, *Pinus lambertiana* Douglas y *Pinus jeffreyi* Balf., se ha comprobado la susceptibilidad al patógeno mediante experimentos en invernadero, pero no en campo (A. J. J. Storer, Gordon, Dallara, & Wood, 1994). Sin embargo, estudios referentes a otras especies de pinos, han reflejado que los niveles de susceptibilidad en invernadero están correlacionados con la incidencia observada de la enfermedad en campo (Wingfield et al., 2013). En este sentido, estudios recientes indican que las variaciones intraespecíficas en la susceptibilidad implica que la selección de las procedencias puede la mejora de la resistencia en especies susceptibles a la enfermedad (Iturriza et al., 2012). Por lo tanto, la relativa resistencia que presentan distintas especies de *Pinus* depende de factores genéticos y ambientales.

2. TAXONOMÍA DE FUSARIUM CIRCINATUM

La enfermedad conocida como Chancro resinoso del pino, taxonómicamente se categoriza dentro del reino Fungi, sub-reino Dikarya, Filo Ascomycota, sub-filo Pezizomycotina, Clase Sordariomycetes, sub-clase hypocreomycetidae, Orden Hypocreales, Familia Nectriaceae (Britz et al., 1991). El género *Fusarium* fue dividido en cuatro secciones para facilitar su estudio y caracterización. Estos grupos, infragenéricos, se basan en caracteres morfológicos y moleculares (Schweigkofler, O'Donnell, & Garbelotto, 2004).

Al ser descrito en la sección *Liseola*, ésta especie de *Fusarium* produce microconidios en cadenas y/o falsa cabezas, agrupación de células sin cohesión morfológica que no producen clamidosporas. Inicialmente se consideraron hasta 6 taxones incluyendo especies y variedades. Sin embargo, estudios posteriores permitieron la reducción a una única especie denominada *Fusarium moniliforme*. Resultado de diversas revisiones, basándose en caracterización morfológica, la especie ha ido evolucionando en su taxonomía, destacando la agrupación de especies que se consideraban distintas en una misma. El complejo teleomorfo de *Gibberella fujikuroi* (Sawada) Wollenw. Actualmente se conocen 46 líneas filogenéticas distintas en este grupo (John F. Leslie, Summerell, & Bullock, 2006).

Dentro del complejo de *Gibberella fujikuroi* se encuentran una serie de patógenos que de gran interés en cultivos de alto valor económico (Barnard & Blakeslee, 2006). Debido a una serie de revisiones, han tenido lugar modificaciones en la taxonomía y nomenclatura a lo largo su historia. Descrita por primera vez en 1945 al ser identificada como una nueva especie de *Fusarium* (Hepting & Roth, 1946). Pasados tres años se agrupó dentro de *F. lateritium* Nees como una forma especial: *F. lateritium* f. sp. *pini* (Wang et al., 2009). La “forma especial” categorizada como una especie parasítica en especies bien delimitadas que a su vez se relacionan con su especificidad de

hospedantes (John F. Leslie & Summerell, 2007). A partir de la década de los setenta se comenzaron a recolectar aislados, del ya conocido Chancro Resinoso del Pino, en los que se destaca la presencia de microconidios con falsas cabezas y la ausencia de clamidosporas. Se asignó la especie como *Fusarium moniliforme* variedad *subglutinans* Wollenw & Reinking basado en la sección *Liseola* (Barrows-Broadbent, Dwinell, 1985) (Fig. 3).

En 1992 esta teoría cambia a efecto de pruebas de ADN mitocondrial que determinaron la intra-variabilidad de las cepas de *Fusarium subglutinans*. Estas mismas cepas se han aislado provenientes de muestras de otras plantas distintas al género *Pinus*, las pruebas se basaron en el análisis de RFLPs (Restriction Fragment Length Polymorphisms) (Correll *et al*, 1992). En 1998 se describen las bases morfológicas de las *Fusarium circinatum* Nirenberg & O'Donnell. De este estudio también se logró determinar el teleomorfo obtenido en laboratorio, este fue denominado *Gibberella circinata* (Nirenberg y O'Donnell, 1998). Sin embargo, el nombre se no se válida para usos sistemático hasta que en el año 2002 se obtuvieron los datos suficientes para validar el nombre de *Gibberella circinata* (Britz, Coutinho, Wingfield, & Marasas, 2002).

En este hongo al ser heterotálico (John Fred Leslie & Summerell, 2006), como la mayoría de los hongos ascomicetos filamentosos, su apareamiento está controlado por dos alelos de un único locus de apareamiento, denominados MAT (de la voz inglesa “Mating type”). Se conoce de la existencia del Mating type 1 (Mat-1) y Mating type 2 (Mat-2). Ambos idiomorfos fueron secuenciados y caracterizados por (Steenkamp *et al.*, 2000). Así la fase sexual de *Fusarium circinatum* es posible, se denomina *Gibberella circinata*, obtenida en laboratorio mediante el cruzamiento del Mat-1 y Mat-2 compatibles en cultivos *in vitro* (Britz *et al.*, 1999, 2002). No se reporta la presencia de la forma de *Gibberella circinata* en los montes de España (García-Serna, 2011), aunque se cuenta con las condiciones ambientales para que se dé con éxito. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de su aparición (Britz *et al.*, 2005). Pérez-Sierra *et al.*, (2007) reporta la existencia de los dos tipos de Mating-type en la región norte de España, lo cual abre la posibilidad de la aparición de la fase sexual del hongo en montes de esta región.

3. SINTOMATOLOGÍA

El hongo *Fusarium circinatum*, es uno de los agentes patógenos más virulentos de las coníferas, siendo capaz de infectarlas por vías directas (heridas e insectos vectores) y/o indirectas (viento y agua). Se caracteriza por generar coloraciones en las acículas que van desde un color amarillo hasta rojizo (Fig. 5), hasta provocar su caída (puntiseado); en el eje central del árbol se generan chancros exudantes de resina, de ahí su nombre común, estos síntomas también se ven reflejados en las ramas primarias y secundarias, con menor incidencia en las terciarias (Aegerter, Gordon, Storer, & Wood, 2003; D. Bezos *et al.*, 2017). Se sabe que tanto semillas y las piñas pueden ser afectadas por el patógeno siendo una manera de dispersión (Dwinell, 1985).

Los síntomas son más fácilmente identificables se dan en las acículas jóvenes (Fig. 4) pudiendo ser vistas también en acículas maduras. Se evidencia por coloraciones inicialmente amarillas tornándose a grisáceas o marrones, inclusive una combinación de ambas. La especie que muestra una sintomatología más clara es *Pinus radiata* (WS S Dvorak, Hodge, & Kietzka, 2007) (Fig. 7). Cada uno de los hospedantes de este hongo patógeno presenta particularidades en la expresión de los síntomas de la infección. Sin embargo, se pueden describir algunas generalidades que facilitan su identificación visual (Thomas R. Gordon, Swett, & Wingfield, 2015). La infección se inicia en una rama que tiende a morir generando un estrangulamiento y chanco (cáncer) en esa zona (Fig. 6). El crecimiento del chanco es tanto distal como proximal, creciendo mayoritariamente crece

hacia arriba del árbol generando la muerte de ramas de la copa, pero también se ha registrado afectación hacia la zona baja del tranco (L D Dwinell, Adams, Guerra-Santos, & Aguirre, 1998).

4. EL CHANCRO RESINOSO DEL PINO EN EUROPA

Para España el primer reporte oficial de la enfermedad fue publicado por Landeras *et al.*, (2005) quienes la detectaron afectando viveros de ejemplares adultos de *Pinus radiata*, *Pinus pinaster*: fue complementado por Iturriza *et al.*, (2011) que identifica positiva a la enfermedad en País Vasco en una plantación de *Pinus radiata* (Fig. 2). Esta enfermedad estaba dentro de la lista A1 de la EPPO (European Plant Protection Organization) hasta el momento en que se detectó en España y Francia (actualmente erradicado), pasando entonces a aparecer dentro de la lista de cuarentena A2 (plagas presentes en alguna región de la EPPO) (EPPO, 2006b).

Para el sector maderero español *Fusarium circinatum* representa un elevado riesgo ya que en el noreste del país se concentran las plantaciones de coníferas como *Pinus radiata*, *Pinus pinaster*, *Pseudotsuga menziesii*, también para las poblaciones nativas de *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris* (Enciso, 2005). La presencia de la enfermedad por si sola ya es un riesgo, a esto se le debe sumar la asociación con insectos vectores (Bezós, *et al.*, 2013), a esto debe sumarse la manipulación humana que actúa como uno de los principales medios de dispersión de la enfermedad (A. J. Storer, Gordon, & Clark, 1998). Todo esto confirmado y soportado por estudios de la Universidad de Valladolid (Martínez-Álvarez *et al.*, 2014) que muestran la elevada susceptibilidad del género de las coníferas a *Fusarium circinatum* al realizar estudios en diversas especies de coníferas con el objetivo de encontrar una alternativa para la sustitución de *Pinus radiata* en las plantaciones forestales del noreste español, una de las zonas en donde se localiza la infección de la enfermedad.

En 2005 el hongo ascomicete *Gibberella circinata*, teleomorfo de *Fusarium circinatum*, fue introducido en la lista A2 de la EPPO (European & Mediterranean Plant Protection Organization) organización intergubernamental de protección de la vegetación, que forma parte de la IPPC (International Plant Protection Convention) y que opera en Europa y la región mediterránea, formada por 50 estados miembros, entre ellos España (EPPO, 2005). Dicha inclusión supone la recomendación de la regulación fitosanitaria del patógeno a los estados miembros. En mayo de 2006, es aprobado el Real Decreto 637/2006 (BOE, 2006) del 26 de mayo y posteriormente en el Real decreto 65/2010 (BOE, 2010), por el que se establece el programa nacional de erradicación y control del hongo *Fusarium circinatum* Nirenberg & O'Donnell, con el fin de poder coordinar el conjunto de actuaciones tendientes a localizar y erradicar dicho organismo, eliminando cualquier tipo de contagio.



Figura 2. Regiones infectadas con *F. circinatum* en España. Fuente: Martínez-Álvarez, 2015.

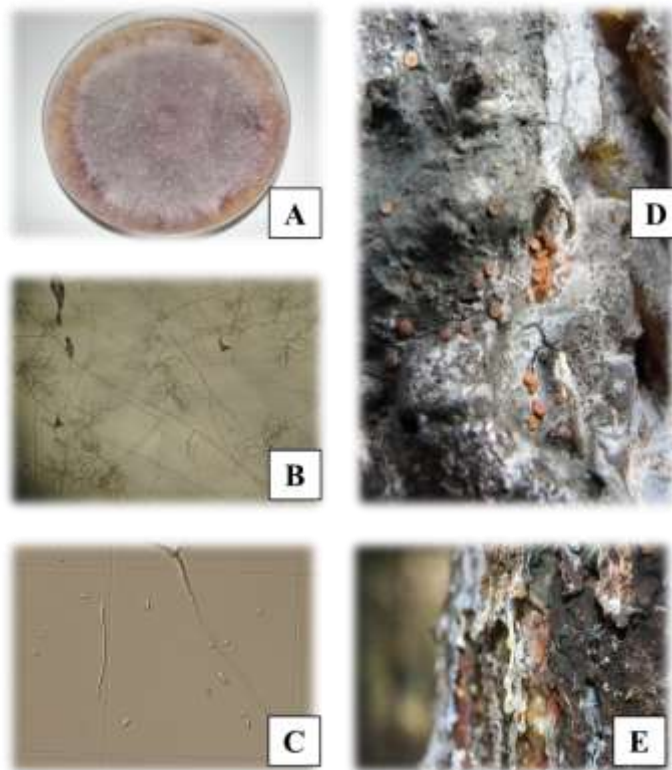


Figura 3. Estructuras taxonómicas y morfológicas de *Fusarium circinatum*. Fuente: J.A. Flores-Pacheco.

- A) Hongo *Fusarium circinatum* (aislado FcCa6) creciendo en PDA.
 - B) Esporas e Hifas del aislado FcCa6 a 20X de aumento.
 - C) Esporas e Hifas del aislado FcCa6 a 40X de aumento.
 - D) Esporodocios de *F. circinatum* sobre tallo de *P. radiata*.
 - E) Resinación causada por la infección de *F. circinatum* sobre tallo de *P. radiata*.
- (Las fotografías D y E fueron tomadas en campo en el noreste de Cantabria, España)



Figura 4. Sintomatología de la infección pre-germinación y post-emergencia de *Fusarium circinatum* en plántulas de *Pinus*. Fuente: J.A. Flores-Pacheco.

- A) Plántulas de *P. radiata* 10 días después de ser inoculadas con 1 millón de esporas ml^{-1} .
- B) Damping-off pre emergente en *P. pinaster* 16 días después de la inoculación en sustrato.
- C) Damping-off pre emergente en *P. sylvestris* 22 días después de la inoculación en sustrato.



Figura 5. Sintomatología de la infección de *Fusarium circinatum* en follaje de árboles adultos de *P. radiata*. Fuente: J.A. Flores-Pacheco.

- A) Clorosis y puntisecado provocado por el avance de la infección del patógeno.
- B) Secado de ramas y muerte progresiva de la rama de un árbol con infección avanzada.

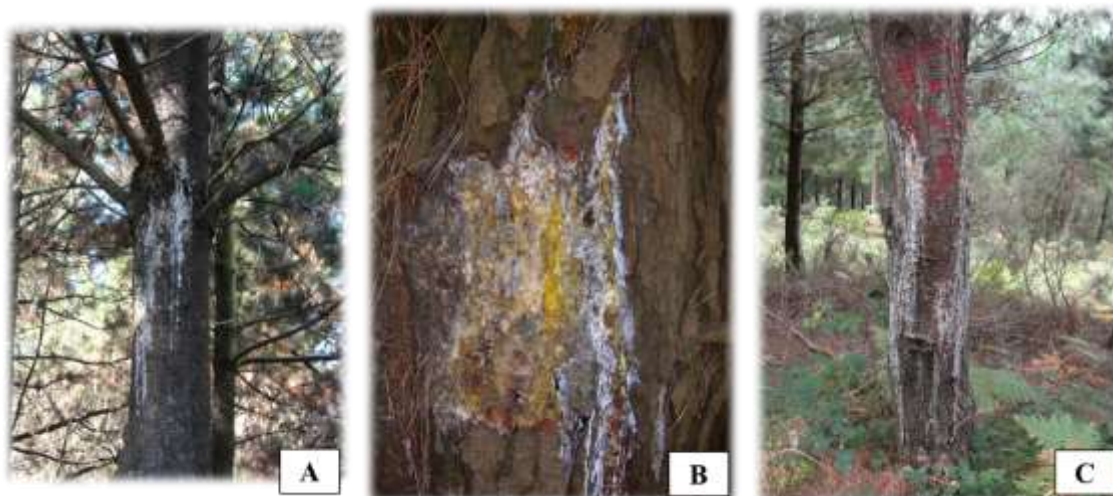


Figura 6. Sintomatología de la infección de *Fusarium circinatum* en troncos de árboles adultos de *P. radiata*. Fuente: J.A. Flores-Pacheco.

A y B) Exudación de resina en tallo.

C) Lesión expuesta con exudación masiva de resina.

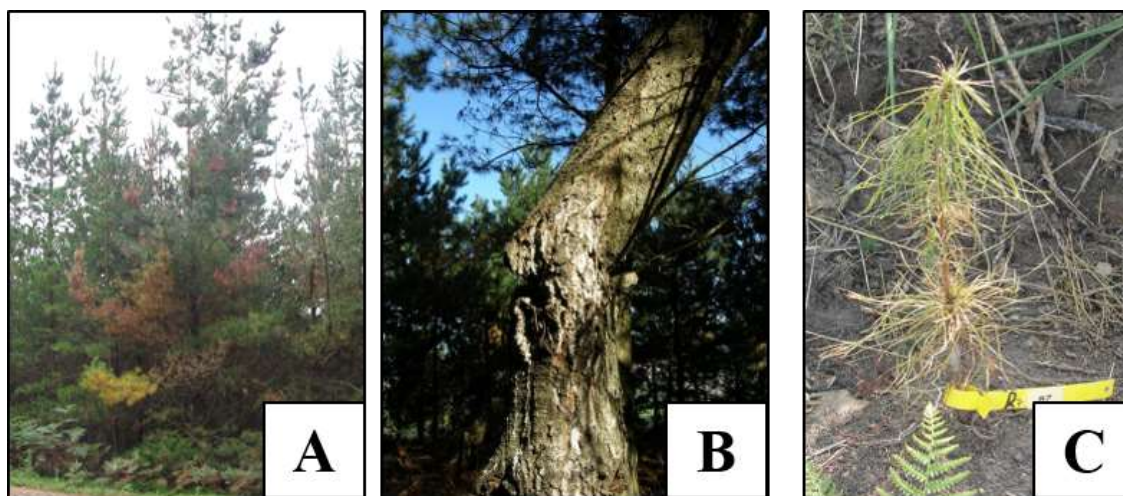


Figura 7. Plantas de *P. radiata* afectadas por *F. circinatum* en la región de Cantabria, España. Fuente: J.A. Flores-Pacheco.

A) Árbol adulto con sintomatología (puntisecado) con distintas coloraciones en las acículas.

B) Fractura del tronco de un árbol adulto en la zona de aparición y crecimiento del chancho.

C) Plántula infectada en campo con síntomas de decaimiento a causa de la infección de *F. circinatum*.

5. HOSPEDANTES Y VECTORES

En un principio se consideraba que *Fusarium circinatum* era un patógeno que únicamente afectaba al género *Pinus*, esto a pesar que algunos árboles de la especie *Pseudotsuga menziesii* fueron encontradas susceptibles (T. R. Gordon et al., 2006; A. J. J. Storer et al., 1994). Nuevos experimentos y revisiones indican que al menos 60 especies han sido reportadas susceptibles al patógeno. Esto después de observar los distintos grados de susceptibilidad en vivero y en campo (D. Bezos et al., 2017; Wingfield et al., 2008). Se sabe de qué las especies más susceptibles son *P. radiata*, *P. sylvestris* (Landeras et al., 2005), *P. Pinaster* (Vivas, Zas, & Solla, 2012), *P. nigra*, *P.*

uncinata (P. Martínez-Álvarez et al., 2014) en España. En California, Estados Unidos *Pinus muricata* (Schmale & Gordon, 2003), en Italia *P. pinea* (Carlucci et al., 2007), en Japón *P. rigida* (Kim et al., 2009) y *P. taeda* en Uruguay (Alonso & Bettucci, 2009). La susceptibilidad de *Pseudotsuga menziesii* se porta como la primera conífera no pino infectada por este hongo (T.R. Gordon et al., 1996).

Es sabido que la susceptibilidad varía entre especies y procedencias. Dentro de las especies que parecen ser más resistentes al patógeno están *P. pinea* y *P. canariensis* (T. R. Gordon, 1998; E. Iturriza et al., 2013). De igual manera existen evidencias que *P. radiata* es la más susceptible a la infección (Correll et al., 1991; P. Martínez-Álvarez et al., 2014; Wingfield et al., 2008), lo que toma mayor relevancia al ser la especie de conífera más con mayor extensión de siembra del mundo (Critchfield and Little, 1966, Pérez et al., 2004), siendo Chile el país con la mayor superficie plantada de *P. radiata* con más de 1.5 millones de hectáreas establecidas y viveros con plántulas para doblar esta cantidad (Carrasco et al., 2016). Este riesgo no es exclusivo de este país Sudamericano, también lo comparte países como Argentina, Uruguay, Sudáfrica, Australia y Nueva Zelanda que poseen importantes cantidades de plantaciones de esta conífera (Fernández & Sarmiento, 2004). En los dos últimos países no se ha detectado afectaciones confirmadas del patógeno, sin embargo, debido a la importancia de los pinos por su impacto en la economía, servicios ecológicos y beneficios sociales se ha iniciado un programa para evitar el ingreso del hongo (Dick, Horgan, & Bain, 2004).

En Europa, España planta aproximadamente unas 275,000 hectáreas anuales de *Pinus radiata* (Fernández & Sarmiento, 2004) debido a su rápido crecimiento que significa el rápido periodo de corte proporcionando hasta un 25% de la madera nacional (Hermoso, Carballo, & Fernandez-Golfín, 2007). Sin embargo, las extensiones de las plantaciones se equivalen al 3.6% del total de coníferas plantadas en este país, esto debido a la confirmación del ingreso del patógeno localmente (Landeras et al., 2005). Algunas regiones españolas, entre ellas Cantabria y Galicia, cesaron el establecimiento de plantaciones de estas coníferas debido a la prohibición del Ministerio de agricultura de España en 2006, para la siembra de *Pinus* spp. y *P. menziesii* en las regiones afectadas. Consiguientemente las existencias en viveros forestales se redujeron drásticamente por el temor a la infección del patógeno.

Es imprescindible mencionar que además de todas estas especies mencionadas existe otras, árboles y herbáceas, que sirven como hospedantes del patógeno sin mostrar síntomas de la infección (McCain et al., 1987; Wingfield et al., 2008). *Fusarium circinatum* también es capaz de infectar hierbas como un endófito asintomático (C.L. Swett & Gordon, 2012). Este hecho aumenta sustancialmente las posibilidades de control de la enfermedad, pues la mayor parte de los países del mundo las gramíneas se hallan establecidas tanto industrial como nativa (Cassandra L. Swett & Gordon, 2015). Los planes de manejo, monitoreo y cuarentena del patógeno deben de integrar un intenso componente de muestreos y evaluación de variedades (naturales e híbridas) y especies con alta resistencia a la infección.

6. MEDIOS DE MOVIMIENTO Y DISPERSIÓN

Natural Dispersión (abióticos)

Fusarium circinatum produce esporas que pueden convertirse en suspensión en el aire, y estos son, presumiblemente, los propágulos primarios que se detectan en el aire (Storer et al., 2002). Poco se sabe sobre los límites de la dispersión en el aire, pero el patógeno está fácilmente

depositado en zonas no afectadas. Estas observaciones sugieren que el transporte a través del aire se produce a distancias relativamente cortas.

Vector Transmisión

Se conocen muchos insectos que pueden llevar al patógeno del chancro resinoso del pino (Tabla 1), incluyendo escarabajos de la corteza (Coleóptera: *Scolytidae*), los géneros *Pityophthorus*, *Ips* y *Conophthorus*, y *Ernobius* (Coleóptera: *Anobiidae*). El patógeno también se ha aislado de *Lasconotus spp.*, escarabajos que se cree que son depredadores, pero no se sabe su importancia como agentes de dispersión. Es probable que muchos insectos no catalogados actúen como dispersores (portador y/o vector) de *F. circinatum* (Brockerhoff et al., 2016).

Tabla 1. Insectos portadores y vectores de *Fusarium circinatum*. Referencias numeradas al pie.

Especie	Taxonomía	Portador	Vector	Referencia
<i>Ernobius punctulatus</i>	Coleóptera, Anobiidae	+	++	10, 11, 12, 13
<i>Brachyderes incanus</i>	Col.; Curculionidae; Entimidae	+		1, 8
<i>Conophthorus radiatae</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+	++	8, 10, 11, 12
<i>Dendroctonus valens</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		5, 12, 13
<i>Hylastes attenuatus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		1, 8
<i>Hylurgops palliatus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		5, 8, 9
<i>Hypothenemus eruditus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		1, 8, 12
<i>Ips mexicanus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		12, 13
<i>Ips paraconfusus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+	++	2, 12,
<i>Ips plastographus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		8, 12, 13
<i>Ips sexdentatus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		8, 12, 13
<i>Orthotomicus erosus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		1, 6, 8
<i>Pissodes nemorensi</i>	Col., Curculionidae, Molytinae	+		1, 3, 8
<i>Pissodes radiatae</i>	Col., Curculionidae, Molytinae	+		1, 4, 7, 8
<i>Pityophthorus carmeli</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		5, 12, 13, 14
<i>Pityophthorus nitidulis</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		3, 14
<i>Pityophthorus pubescens</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		8, 9, 14
<i>Pityophthorus pulchellus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		5, 14
<i>Pityophthorus setosus</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+	++	5, 13, 14
<i>Tomicus piniperda</i>	Col., Curculionidae, Scolytinae	+		8, 15
<i>Lasconotus nucleatus</i>	Col., Zopheridae	+		3
<i>Lasconotus pertenuis</i>	Col., Zopheridae	+		3
<i>Rhyacionia spp.</i>	Lepidóptera, Tortricidae	+		1, 3, 6
<i>Synanthedon sequoiae</i>	Lep., Sesiidae	+		3, 5
<i>Aphrophora canadensis</i>	Hemíptera, Aphrophoridae	+		1, 3, 6

+ **Portador**; ++ **Vector confirmado**. Basado en Brockerhoff et al., 2016. **Referencias.** 1. Wingfield et al., 2008; 2. Hodge and Dvorak, 2000; 3. García-Serna, 2011; 4. Correll et al., 1991; 5. Storer et al., 1994; 6. Gordon et al., 1996; 7. Dallara et al., 1995; 8. Romón et al., 2008; 9. Bezos et al., 2016; 10. Hoover, K. et al., 1995; 11. Hoover et al., 1996; 12. Fourrier et al., 2015; 13. Erbilgin et al., 2006; 14. Sakamoto et al., 2007; 15. Bezos et al., 2015.

Prácticas silvícolas

Este patógeno, al igual que cualquiera de sus vectores (tabla 1.2.), puede ser transportado en madera o material vegetal (acículas, ramas, piñas, raíces) que puede ser asintomático. Por lo general son las practicas silvícolas y el manejo de los trabajadores de viveros y plantaciones las que aceleran esta distribución. Debe de tenerse especial cuidado en la tierra de ruedas e

implementos (herramientas) utilizadas en áreas con especial riesgo a la presencia del hongo (McNee, Wood, Storer, & Gordon, 2002). Está comprobada la capacidad de sobrevivencia del hongo en suelos con residuos vegetales, especial cuando son de coníferas (Serrano, Iturriza, Elvira-Recuenco, & Raposo, 2016). En la hojarasca del pino (acículas caídas) de las áreas infestadas (que podrían ser utilizados como componente de algunos tipos de abonos orgánicos) es riesgoso que el patógeno este presente y sea trasladada a área libres. Estudios de Bezos et al., (2012) observaron relación directa entre la poda y el número de cánceres por árbol, concluyeron que las heridas causadas por la poda aumentan la probabilidad de infección por patógenos. Otros síntomas del tronco, como la presencia de resina fuera de los chancros, también fueron mayores en las parcelas podadas. Estos resultados deben tenerse en cuenta para la futura gestión de las plantaciones de pinares.

7. MEDIDAS DE CONTROL

Prácticas culturales

La contaminación de la semillas y plántulas de *Pinus* con *F. circinatum* está ampliamente documentada, de igual manera el uso de fungicidas para hacer frente a esta enfermedad. Sin embargo, la esta opción es muy limita en bosques. Ello ha llevado a la búsqueda de otras opciones de manejo (COST Action FP1406: PINESTRENGTH, 2014). Dentro de las opciones de manejo y/o control preventivo de la enfermedad del chancro resinoso del pino en viveros figura la desinfección de semillas de hospedantes susceptibles con agua caliente. Estudios preliminares han demostrado la utilidad de tratamientos con agua caliente, con 51° C - 52° C por 30 minutos, son una posibilidad para la desinfección de semillas de *Pinus* contaminadas con *Fusarium circinatum* (Agustí-Brisach et al., 2009; Bernal-Vicente, Ros, & Pascual, 2009). Sin embargo, otros estudios han encontrado que la temperatura letal para el micelio y las esporas de *F. circinatum* son de 55° C y 52° C, respectivamente (Baker et al., 2010). En consecuencia, es muy probable que los tratamientos de secado en horno no tengan efectividad para el control de la enfermedad, además, debe tomarse en cuenta que el hongo tiene una amplia capacidad de sobrevivencia a técnicas de conservación como la liofilización, la congelación de suspensión esporal a -70° C, en gel de sílice o en suelo a 4° C a -20° C (John F. Leslie & Summerell, 2007). Sin embargo, debido a la naturaleza endofítica de *F. circinatum* en las semillas, no se ha encontrado ningún medio absoluto para controlar el hongo (W S Dvorak, L 3olter, Hipkins, & Hodge, 2009; A. J. Storer et al., 1998; Wingfield et al., 2008). Además, varios estudios encontraron que el peróxido de hidrógeno es un buen desinfectante de las semillas contaminadas (Mousseaux, Dumroese, James, Wenny, & Knudsen, 1998). En contraste, Gordon et al., 1998; Storer et al., 1998, encontraron que el hipoclorito de sodio era ineficaz en la reducción de la contaminación por *F. circinatum* de la semilla de *P. radiata* debido a los altos niveles de contaminación interna de las semillas por el patógeno. Desafortunadamente, estos métodos no impiden la llegada de semillas infectadas a los viveros forestales y las plántulas al bosque. Para reducir el impacto de la enfermedad es necesario un enfoque de manejo integrado y, al mismo tiempo, el papel del control biológico es crucial debido a las ventajas que tiene sobre el uso de productos químicos (Pablo Martínez-Álvarez, 2015).

Control biológico por medio de endófitos

De las múltiples definiciones que se discuten para el término “Hongos Endófitos” en la que se señalan como organismos (parásitos obligatorios) capaces de poblar a la planta (huésped) sin causar daños significativos (Petrini, 1991). De acuerdo a si acción en la planta se dividen en: (1) Patógenos para huéspedes de los que normalmente no son patógenos en la relación simbiótica. (2) Hongos no

patógenos, (3) Patógenos que han perdido patogenicidad, pero aún conservan sus métodos de colonización y selección genética (Backman & Sikora, 2008).

Dentro de lo múltiples beneficios que la infección de los endófitos provee a la planta huésped figuran el incremento del crecimiento, la resistencia al estrés hídrico causado por periodos de sequías prolongadas (Barka, Gognies, Nowak, Audran, & Belarbi, 2002), mayor tolerancia y adaptabilidad a suelos inadecuados para la planta (Malinowski, Zuo, Belesky, & Alloush, 2005), mejora en los procesos de asimilación de nutrientes (White, Bacon, & Hinton, 1997) y defensa de herbívoros (Carrol, 2012) y patógenos (Arnold et al., 2003). Es por este último beneficio que se los hongos endófitos poseen un valor especial en la investigación. Los mecanismos utilizados por estos son: Efectos directos o Ecológicos en los que el endófito suprime directamente al patógeno por medio de la secreción de antibióticos (Gao, Dai, & Liu, 2010; Richardson et al., 2014) o enzimas líticas (Oelmüller, Sherameti, Tripathi, & Varma, 2009). Efecto indirecto o estimulación de la resistencia de las plantas por medio de la secreción de metabolitos de promoción del crecimiento de la planta reduciendo los daños por el patógeno. También se registran casos de hiperparasitismo y predación (Gao et al., 2010).

Uno de los endófitos más estudiados por su potencial como Agente de Control Biológico (ACB) en las enfermedades de las plantas es el género *Trichoderma* (Howell, 2003). Una de las características más destacadas que presenta este grupo, es su habilidad para parasitar otros hongos (Weindling, 1932), pero además son capaces de producir sustancias antibióticas que son inhibidoras de muchos patógenos (Juhászová, Adamčíková, & Robin, 2005). Sin embargo, el principal mecanismo de control biológico de *Trichoderma* spp. es la competencia por el espacio y los nutrientes de la rizosfera (Howell, 2003). El crecimiento de este hongo no está limitado al suelo o la las raíces, sino que es capaz de colonizar el floema e incluso medula de los árboles (Jankowiak, 2006). Existen muchos ejemplos de *Trichoderma* spp. y otros endófitos como controladores de enfermedades en plantas (Latunde-Dada, 1993; Maciá-Vicente et al., 2008; Ruano-Rosa, Moral-Navarrete, Lopez-Herrera, & Del Moral-Navarrete, 2010) siendo en algunos casos enfermedades causadas por el género *Fusarium* (Basak & Basak, 2011; Bernal-Vicente et al., 2009; Sivan & Chet, 1987), y otros de interés forestal y agrícola (Stefanova, 2006).

Si bien es cierto en este momento se están probando diferentes hongos endófitos para su uso como ACB de fitopatógenos, cabe decir que más del 90% de los estudios se han hecho con el género *Trichoderma* (Benítez, Rincón, Limón, & Codón, 2004). Los ejemplos exitosos del empleo de este endófito para son abundantes (Abdullah et al., 2008; Ruano-Rosa and López-Herrera, 2009) siendo en más de un caso biocontrolador de patógenos del género *Fusarium* (Basak & Basak, 2011; Bernal-Vicente et al., 2009; Pablo Martínez-Álvarez, Alves-Santos, & Diez, 2012). Este género es tan prometedor pues también se conoce su efecto controlador sobre bacterias (Phupiewkham, Sirithorn, Saksirirat, & Thammasirirak, 2015).

En lo referente al biocontrol de patologías forestales empleando hongos endófitos se citan los casos de *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich contra *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref, considerado una de las patologías más severas en este hemisferio (Woodward, Stenlid, Karjalainen, & Hüttermann, 1998). Al ser tan prometedor el uso de los endófitos en el sector forestal su uso ha trascendido de las plantaciones a los viveros donde la producción de plántulas inoculadas con hongos endófitos antagonista de naturaleza agresiva a los patógenos es una alternativa para el control preventivo de enfermedades (Capieau, Stenlid, & Stenström, 2004). *Fusarium circinatum* no es la excepción, hay diversos estudios que indican resultados prometedores del uso de endófitos en el sector forestal (Martínez-Álvarez et al., 2012; 2015; Bezos et al., 2017).

Uso de micovirus

Los micovirus son parásitos obligatorios de los hongos, están muy extendidos en todos los principales grupos taxonómicos de hongos patógenos de las plantas (Pearson et al., 2009). Se transmiten por anastomosis hifal y/o por esporulación fúngica (Zhang, De Wu, Li, Jiang, & Huang, 2010). Los virus fúngicos difieren en sus genomas, que pueden contener ADN, ARN bicatenario (ds) o genomas de ARN de cadena sencilla (ss) (Pearson et al., 2009). Los micovirus generalmente producen infecciones latentes en la naturaleza, afectando a veces el fenotipo del huésped y/o su crecimiento. Los síntomas producidos por la presencia de micovirus pueden variar de imperceptibles a severos efectos sobre la fisiología del huésped que pueden conducir a su atenuación (hipovirulencia) o aumento de la virulencia fúngica (hipervirulencia) (Ghabrial & Suzuki, 2009). Debido a que potencialmente algunos virus son capaces de reducir la virulencia de patógenos fúngicos se pueden utilizar para el control de enfermedades fúngicas (Deng & Boland, 2004; Zhang et al., 2010).

Una de las estrategias más prometedoras para el control biológico de patologías forestales es la utilización de micovirus de la propia población del patógeno. Aunque la primera publicación sobre micovirus se llevó a cabo hace ya más de 40 años (Hollings, 1962), nuestro conocimiento sobre los virus fúngicos aún es escaso. Sólo unas centenas de artículos científicos se han publicado sobre el tema en comparación con las decenas de miles sobre virus de plantas hortícolas. La mayoría de estas publicaciones se refieren a virus de hongos con gran importancia económica como levaduras, hongos cultivados y patógenos de animales y plantas. Pese a ello, la existencia de virus de doble cadena de ARN (dsRNA, indicativo de una infección viral) parece ser relativamente frecuente en un amplio número de especies fúngicas (Vainio, Müller, Korhonen, Piri, & Hantula, 2014). En el caso de los hongos patógenos, estos podrían ser infectados directamente durante la infección de su planta hospedante (Pearson et al., 2009).

En el caso de *Fusarium circinatum*, inicialmente se logró identificar la presencia de tres cepas virales en este género (Martínez-Álvarez et al., 2014). Demostraron similitudes de más del 90%, pero con menos del 40% de RdRP proteico. *Fusarium circinatum* MicoVirus 2-1 (FcMV2-1) y *Fusarium circinatum* MicoVirus 2-2 (FcMV2-2) cuentan con un 48% de similitud en la secuencia RdRP a nivel de aa. La cual es mayor al 40% que establece el umbral corriente para delimitación de especies. Sin embargo, es menor al 90% requerido para la identificación de cepas de la misma especie (Mitchell, et al., 2012; Park et al., 2006). Estas razones soportan la hipótesis que sugieres que los micovirus pueden generar variaciones patogénicas en *F. circinatum*.

Se infiere que la presencia de uno o más virus altera el fenotipo del hongo mediante la modificación de la expresión de genes fúngicos o la transcripción de proteínas e incrementando en el desarrollo de las rutas metabólicas y señales a nivel celular (Aguín, Sainz, Montenegro, & Mansilla, 2011) como la ruta de señalización de las proteínas G (Dawe & Nuss, 2001). Se ha visto que esta desempeña un papel esencial en la virulencia de los géneros *Fusarium* y *Magnaporthe* (Sam Jae Chun, 2009). Entre los genes cuya expresión se puede ver afectada por los micovirus están los que codifican actividades enzimáticas, como la lacasa, gen *lac-1*, y el de la celobiohidrolasa, *cbh-1* (Schumann, Ayliffe, Kazan, & Wang, 2010). También la expresión del gen de la criparina, *crp-1*, que es la proteína componente de la pared celular, en el caso de la hipovirulencia es atenuada (Kazmierczak et al., 1996), para nuestro caso puede ser producida en mayor cantidad.

En el género *Fusarium* se ha detectado el micovirus anteriormente señalado en *F.*

graminearum (FgV-DK21), y otros dos más en *F. poae* (FpV1), y *F. solani* (FsV1) (Shimosaka et al., 1993; Compel et al., 1999). Como ya se ha comentado, FgV-DK21 ha sido descrito como un micovirus que atenúa la patogenicidad del hospedante (Menzel et al., 2002). Los síntomas de hipovirulencia que provoca en el hospedante incluyen la reducción del crecimiento micelial y de la esporulación, así como la aparición de una pigmentación de color rojo oscuro en la colonia. Según la taxonomía vírica actual FgV-DK21, se incluye como un virus con una cadena de (+)ssRNA, y un genoma aproximado de 6.6 kb, aunque como con los hipovirus, se cree que este dsRNA se encapsula en vesículas pleomórficas. Pese a su importancia para el control de *F. circinatum* en el sector forestal, en especial para el pino insigne (*Pinus radiata*), siendo la conífera más intensamente plantada en todo el mundo, no se cuentan con investigaciones avanzadas en el tema.

El ejemplo más conocido de un mycovirus que causa hipovirulencia es CHV-1. Cuando CHV-1 infecta *Cryphonectria parasitica* que causa debilidad, lo que reduce el crecimiento del micelio y la esporulación (Zamora, González Casas, Dueñas, San Martín, & Diez, 2017; Zamora, Martín, Rigling, & Diez, 2012). Hongos infectados sólo son capaces de formar superficial (curación) canchales en los tallos, y por lo tanto los árboles pueden sobrevivir a la enfermedad. Otros síntomas de la presencia de CHV-1 en los aislados incluyen cambios en su morfología y color (Peever et al., 1998; Rigling, Heiniger, & Hohl, 1989). También es conocido el sobre el control de otros patógenos como *Ophiostoma novo-ulmi* en el que también el micovirus genera un crecimiento micelial lento, anormal, formaciones coloniales amorfas, reducción en la producción de esporas asexuales, bajo citocromo a nivel oxidasa y formación de plásmidos de ADN mitocondrial (Hong, Dover, Cole, Brasier, & Buck, 1999).

8. CONCLUSIONES

Vista la gran versatilidad del patógeno en estudio y a los resultados expuestos en este artículo de revisión bibliográfica, no queda lugar a duda que la mejor manera de frenar su avance es el diseño de una Estrategia de Control y Manejo Integrado para el Chancro Resino del Pino. Ella debe contener componentes de manejo silvícola con técnicas de control biológico y selección genética, además de los imprescindibles componentes legislativo y difusivo.

REFERENCIAS

- A. Carlucci, L. Colatruglio, and S. F. (2007). First Report of Pitch Canker Caused by *Fusarium circinatum* on *Pinus halepensis* and *P. pinea* in Apulia (Southern Italy). *Plant Disease*, 91, 1683. <https://doi.org/10.1094/PDIS-91-12-1683C>
- Abdullah, M. T., Ali, N. Y., & Suleman, P. (2008). Biological control of *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary with *Trichoderma harzianum* and *Bacillus amyloliquefaciens*. *Crop Protection*, 27(10), 1354–1359. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2008.05.007>
- Aegerter, B. J., Gordon, T. R., Storer, A. J., & Wood, D. L. (2003). Pitch Canker. A Technical Review. *University of California. Agriculture and Natural Resources*, 13.
- Aguín, O., Sainz, M. J., Montenegro, D., & Mansilla, P. (2011). Biodiversidad e hipovirulencia de *Cryphonectria parasitica* en Europa: implicaciones para el control biológico del cancro del castaño. *Recursos Rurais*, (7), 35–47.
- Agustí-Brisach, C., Pérez-Sierra, Berbegal, M., Aguado-Ortega, Armengol, J., & García-Jiménez, J. (2009). Estudios preliminares sobre el control de *Fusarium circinatum* en semillas de *Pinus* spp. mediante tratamientos con agua caliente. *5º Congreso Forestal Español. Montes Y Sociedad: Saber Qué Hacer*, 10.
- Alonso, R., & Bettucci, L. (2009). First report of the pitch canker fungus *Fusarium circinatum*

- affecting *Pinus taeda* seedlings in Uruguay. *Australasian Plant Disease Notes*, 4(1), 91–92.
- Arnold, A. E., Mejía, L. C., Kylo, D., Rojas, E. I., Maynard, Z., Robbins, N., & Herre, E. A. (2003). Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(26), 15649–15654. <https://doi.org/10.1073/pnas.2533483100>
- Backman, P. A., & Sikora, R. A. (2008). Endophytes: An emerging tool for biological control. *Biological Control*, 46(1), 1–3. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.03.009>
- Baker, R., Candresse, T., Simon, Erzsébet Dormannsné, E., Gilioli, G., Grégoire, J., Jeger, M. J., Vloutoglou, I. (2010). Risk assessment of *Gibberella circinata* for the EU territory and identification and evaluation of risk management options. *European Food Safety Authority*, 8(6), 1–93. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2010.Available>
- Barka, E. A., Gognies, S., Nowak, J., Audran, J. C., & Belarbi, A. (2002). Inhibitory effect of endophyte bacteria on *Botrytis cinerea* and its influence to promote the grapevine growth. *Biological Control*, 24(2), 135–142. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00034-8](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00034-8)
- Barnard, E. L., & Blakeslee, G. M. (1987). Pitch canker of southern pines. *Plant Pathology Circular No. 302*, 1987 (302), 1–11.
- Barrows-Broadus, J., Dwinell, L. D. (1985). Branch Dieback and Cone and Seed Infection Caused by *Fusarium moniliforme* var. *subglutinans* in a Loblolly Pine Seed Orchard In South Carolina. *Phytopathology*.
- Basak, A. C., & Basak, S. R. (2011). Biological control of *Fusarium solani* sp. *dalbergiae*, the wilt pathogen of dalbergia sissoo, by *Trichoderma viride* and *T. harzianum*. *Journal of Tropical Forest Science*, 23(4), 460–466.
- Benítez, T., Rincón, A. M., Limón, M. C., & Codón, A. C. (2004). Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains. *International Microbiology*, 7(4), 249–260. <https://doi.org/1139-6709>
- Bernal-Vicente, A., Ros, M., & Pascual, J. A. (2009). Increased effectiveness of the *Trichoderma harzianum* isolate T-78 against *Fusarium* wilt on melon plants under nursery conditions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 89(5), 827–833. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3520>
- Bezós, D., Díez, J., Mercedes, C., & Fernández, F. 2015. Factors influencing the epidemiology of *Fusarium circinatum* in northern Spain. University of Valladolid, Spain.
- Bezós, D., Díez, J., Fernández, M. (2013). Fungi and insects diversity associated to pitch canker disease in *Pinus radiata* in northern Spain. Instituto Universitario de Investigación Forestal Sostenible, Universidad de Valladolid.
- Bezós, D., Lomba, J., Martínez-Alvarez, P., Fernández, M., & Díez, J. (2012). Effects of Pruning in Monterrey Pine Plantations Affected by *Fusarium circinatum*. *Forest Systems*, 21(3), 481–488. <https://doi.org/10.5424/fs/2012213-02262>
- Bezós, D., Martínez-álvarez, P., & Díez, J. J. (2016). Association levels between *Pityophthorus pubescens* and *Fusarium circinatum* in pitch canker disease affected plantations in northern Spain. *Entomologia Generalis*, 36(1), 43–54. <https://doi.org/10.1127/entomologia/2016/0314>
- Bezós, D., Martínez-Álvarez, P., Díez, J. J., & Fernández, M. M. (2015). The pine shoot beetle *Tomicus piniperda* as a plausible vector of *Fusarium circinatum* in northern Spain. *Annals of Forest Science*, 72(8), 1079–1088. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0515-4>
- Bezós, D., Martínez-Álvarez, P., Fernández, M., & Díez, J. J. (2017). Epidemiology and management of Pine Pitch Canker disease in Europe - A Review. *Baltic Forestry - International Scientific Journal*, 23 (1) (34), 279–293.
- BOE. Real Decreto 637/2006, de 26 de mayo, por el que se establece el programa nacional de erradicación y control del hongo *Fusarium circinatum* Nirenberg et O'Donnell. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, Spain. (2006).
- BOE. (2010). Real Decreto 65/2010, de 29 de enero, por el que se modifica el Real Decreto 637/2006, de 26 de mayo, por el que se establece el programa nacional de erradicación y

- control del hongo de las coníferas “*Fusarium circinatum*” Nirenberg et O'Donnell. Ministeri.
- Bragança, H., Diogo, E., Moniz, F., & Amaro, P. (2009). First Report of Pitch Canker on Pines Caused by *Fusarium circinatum* in Portugal. *Plant Disease*, 95(10), 770. <https://doi.org/10.1094/PDIS-93-10-1079A>
- Britz, H., Coutinho, T. A., Wingfield, B. D., Marasas, W. F. O., & Wingfield, M. J. (2005). Diversity and differentiation in two populations of *Gibberella circinata* in South Africa. *Plant Pathology*, 54(1), 46–52. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2004.01108.x>
- Britz, H., Coutinho, T. A., Wingfield, M. J., & Marasas, W. F. O. (2002). Validation of the description of *Gibberella circinata* and morphological differentiation of the anamorph *Fusarium circinatum*. *Sydowia*, 54(1), 9–22.
- Britz, H., Coutinho, T. A., Wingfield, M. J., Marasas, W. F. O., Gordon, T. R., & Leslie, J. F. (1991). *Fusarium subglutinans* f. sp. *pini* represents a distinct mating population in the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(3), 1198–1201.
- Brockhoff, E. G., Dick, M., Ganley, R., Roques, A., & Storer, A. J. (2016). Role of insect vectors in epidemiology and invasion risk of *Fusarium circinatum*, and risk assessment of biological control of invasive *Pinus contorta*. *Biological Invasions*, 18(4), 1177–1190. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1059-8>
- Capieau, K., Stenlid, J., & Stenström, E. (2004). Potential for Biological Control of *Botrytis cinerea* in *Pinus sylvestris* Seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19(4), 312–319. <https://doi.org/10.1080/02827580310019293>
- Carlucci, A., L. Colatruglio, and S. F., Carlucci, A., L. Colatruglio, and S. F., A. Carlucci, L. Colatruglio, and S. F., Carlucci, A., Colatruglio, L., & Frisullo, S. (2007). First Report of Pitch Canker Caused by *Fusarium circinatum* on *Pinus halepensis* and *P. pinea* in Apulia (Southern Italy). *Plant Disease*, 91(12), 1683. <https://doi.org/10.1094/PDIS-91-12-1683C>
- Carrasco, A., Sanfuentes, E., Durán, Á., & Valenzuela, S. (2016). Chancro resinoso del pino: ¿una amenaza potencial para las plantaciones de *Pinus radiata* en Chile? Pitch canker, a potential threat to *Pinus radiata* plantations in Chile? *Gayana Bot.*, 73(2), 369–380. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432016000200369>
- Carrol, G. (2012). Fungal Endophytes in Stems and Leaves : From Latent Pathogen to Mutualistic Symbiont. *Ecology*, 69(1), 2–9.
- CHO, W. D., & SHIN, H. D. (2004). List of plant diseases in Korea. *The Korean Society of Plant Pathology*, 779 pp, Seoul.
- Compel, P., Papp, I., Bibó, M., Fekete, C., Hornok, L., & Compel, P., & Fekete, C. (1999). Genetic interrelationships and genome organization of double-stranded RNA elements of *Fusarium poae*. *Virus Genes*, 18(1), 49–56. <https://doi.org/10.1023/A:1008069318838>
- Correll, J. C., Gordon, T. R., & McCain, A. H. (1992). Genetic diversity in California and Florida populations of the pitch canker fungus *Fusarium subglutinans* f sp *pini*. *Phytopathology*.
- Correll, J. C., Gordon, T. R., McCain, a H., Fox, J. W., Koehler, C. S., Wood, D. L., & Schultz, M. E. (1991). Pitch Canker Disease in California - Pathogenicity, Distribution, and Canker Development on Monterey Pine (*Pinus radiata*). *Plant Disease*, 75(7), 676–682. <https://doi.org/10.1094/PD-75-0676>
- COST Action FP1406: PINESTRENGTH. (2014). Pine pitch canker - strategies for management of *Gibberella circinata* in greenhouses and forests (PINESTRENGTH). *European Cooperation in the Field of Scientific and Technical Research*, (November), 1–25.
- Coutinho, T. A., Steenkamp, E. T., Mongwaketsi, K., Wilmot, M., & Wingfield, M. J. (2007). First outbreak of pitch canker in a South African pine plantation. *Australasian Plant Pathology*, 36(3), 256–261. <https://doi.org/10.1071/AP07017>
- Critchfield, W., & Little, E. (1966). Geographic distribution of pines of the world. *USDA Forest Service*, 991, 1–97. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.66393>

- Dallara, P. L., Sotore, A. J. ., Gordon, T. R. ., & Wood, D. L. (1995). Prevention and management. Current Status of Picht Canker Disease in California. *California Division of Forestry and Fire Protection, Tree Notes*, 20.
- Dawe, A. L., & Nuss, D. L. (2001). Hypoviruses and chestnut blight: exploiting viruses to understand and modulate fungal pathogenesis. *Annual Review of Genetics*, 35, 1–29. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.35.102401.085929>
- Deng, F., & Boland, G. J. (2004). A Satellite RNA of *Ophiostoma novo-ulmi* Mitovirus 3a in Hypovirulent Isolates of *Sclerotinia homoeocarpa*. *Phytopathology*, 94(9), 917–23. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2004.94.9.917>
- Dick, M. A., Horgan, G. P., & Bain, J. (2004). Pitch canker – the threat to New Zealand. *Managing Wilding Conifers in New Zealand: Present and Future*, 2001(March 2002), 79–95.
- Diez Casero, J. J. (2013). Patologías Forestales y Cambio Global: Globalización, Cambio Climático y Cuestiones legales. 6º Congreso Forestal Español, 258, 13. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Dvorak, W. S., Hodge, G. R., & Kietzka, J. E. (2007). Genetic variation in survival, growth, and stem form of *Pinus leiophylla* in Brazil and South Africa and provenance resistance to pitch canker. *Southern Hemisphere Forestry Journal*, 69(3), 125–135. <https://doi.org/10.2989/SHFJ.2007.69.3.1.351>
- Dvorak, W. S., L Solter, K. M., Hipkins, V. D., & Hodge, C. R. (2009). Genetic Diversity and Gene Exchange in *Pinus Oocarpa*, a Mesoamerican Pine With Resistance To the Pitch Canker Fungus. *Int. J. Plant Sd*, 170(5), 609–626. <https://doi.org/10.1086/597780>
- Dwinell, D. (1999). Global Distribution of the Pitch Canker Fungus. *Current and Potential Impacts of Pitch Canker in Radiata Pine. Proceedings of the IMPACT Monterey Workshop, Monterey, California*, 54–57.
- Dwinell, L. D. (1985). Pitch Canker: A Disease Complex of Southern Pines. *Plant Disease*. <https://doi.org/10.1094/PD-69-270>
- Dwinell, L. D., Adams, D., Guerra-Santos, J. J., & Aguirre, J. R. M. (1998). Pitch canker disease of *Pinus radiata*. In *VII International Congress of Plant Pathology, 9 - 16 August 1998* (pp. 9–16). Retrieved from <http://www.bspp.org.uk/icpp98/3.7/30.html>
- EFSA. (2010). Risk assessment of *Gibberella circinata* for the EU territory and identification and evaluation of risk management options. *EFSA J.*, 1.
- Enciso, E. (2005). *Fusarium circinatum* desde el sector de las empresas de semillas forestales. *Foresta*, 12–13.
- EPPO. (2005). *Gibberella circinata*. Data sheets on quarantine pest. *EPPO Bulletin*, 39(3), 298–309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2009.02317.x>
- EPPO. (2006a). First report of *Gibberella circinata* in France. *European and Mediterranean Plant Protection Organization*, 104(5), 9.
- EPPO. Organisation Europeenne et Mediterranee pour la Protection des Plantes, Pub. L. No. N° 5, 20 (2006). París, France. Retrieved from www.eppo.org
- Erbilgin, N., Mori, S. R., Sun, J. H., Stein, J. D., Owen, D. R., Merrill, L. D., Gillette, N. E. (2007). Response to host volatiles by native and introduced populations of *Dendroctonus valens* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in North America and China. *Journal of Chemical Ecology*, 33(1), 131–146. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9200-2>
- Fernández, A., & Sarmiento, A. (2004). El pino radiata (*Pinus radiata*). Manual de gestion forestal sostenible. *Junta de Castilla Y León*.
- Fourrier, C., Antoine, S., Piou, D., & Ioos, R. (2015). Rapid detection of *Fusarium circinatum* propagules on trapped pine beetles. *Forest Pathology*, 45(Ioos 2009), 324–330. <https://doi.org/10.1111/efp.12173>
- Gao, F. K., Dai, C. C., & Liu, X. Z. (2010). Mechanisms of fungal endophytes in plant protection against pathogens. *African Journal of Microbiology Research*, 4(13), 1346–1351.

- <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00642.x>
- García-serna, I. (2011). *Diplodia pinea* (Desm.) Kickx y *Fusarium circinatum* Nirenberg & O'Donnell, principales hongos de chancro de las masas forestales de *Pinus radiata* D. Don en el País Vasco. Universidad del País Vasco.
- Ghabrial, S. A., & Suzuki, N. (2009). Viruses of plant pathogenic fungi. *Annual Review of Phytopathology*, 47, 353–384. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080508-081932>
- Gordon, T. R. (1998). Resistance to pitch canker disease, caused by *Fusarium subglutinans* f. sp. *pini*, in Monterey pine (*Pinus radiata*). *Plant Pathology*, 47, 706–711.
- Gordon, T. R., Kirkpatrick, S. C., Aegerter, B. J., Wood, D. L., & Storer, A. J. (2006). Susceptibility of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) to pitch canker, caused by *Gibberella circinata* (anamorph=*Fusarium circinatum*). *Plant Pathology*, 55(2), 231–237. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2006.01351.x>
- Gordon, T. R., Storer, a. J., & Okamoto, D. (1996). Population structure of the pitch canker pathogen, *Fusarium subglutinans* f. sp. *pini*, in California. *Mycological Research*, 100 (7)(7), 850–854. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(96\)80033-5](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(96)80033-5)
- Gordon, T. R., Storer, a. J., & Wood, D. L. (2001). The Pitch Canker Epidemic in California. *Plant Disease*, 85(11), 1128–1139. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2001.85.11.1128>
- Gordon, T. R., Swett, C. L., & Wingfield, M. J. (2015). Management of *Fusarium* diseases affecting conifers. *Crop Protection*, 73, 28–39. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.02.018>
- Gordon, T. R. T. R., Okamoto, D., Storer, A. J. A. J., & Wood, D. L. D. L. (1998). Susceptibility of five landscape pines to pitch canker disease, caused by *Fusarium subglutinans* f. sp. *pini*. *HortScience*, 33(5), 868–871.
- Guerra-Santos, J. J. (1998). Pitch canker on Monterey pine in Mexico. In T. R. Devey, M.E.; Matheson, A.C.; Gordon (Ed.), Current and potential impacts of pitch canker in radiata pine. Proceedings of the IMPACT Monterey Workshop, Monterey, California. USA. 30 November to 3 December, 112, 58–61.
- Hepting, G. H., & Roth, E. R. (1946). Pitch canker, a new disease of some southern pines. *Journal of Forestry*, 44(10), 742–744.
- Hepting G.H., R. E. R. (1953). Host relations and spread of the pine pitch canker disease. *Phytopathology*, 43, 475.
- Hermoso, E., Carballo, J., & Fernandez-Golfin, J. I. (2007). Structural characterization of *Pinus radiata* D. Don timber from Pais Vasco (Spain) according to standard modifications. *Maderas Cienc. Y Tecnol*, 9, 223–232.
- Hodge, G. R., & Dvorak, W. S. (2000). Differential responses of Central American and Mexican pine species and *Pinus radiata* to infection by the pitch canker fungus. *New Forests*, 19(3), 241–258. <https://doi.org/10.1023/A:1006613021996>
- Hodge, G. R., & Dvorak, W. S. (2007). Variation in pitch canker resistance among provenances of *Pinus patula* and *Pinus tecunumanii* from Mexico and Central America. *New Forests*, 33(2), 193–206. <https://doi.org/10.1007/s11056-006-9023-6>
- Hollings, M. (1962). Viruses associated with a die-back disease of cultivated mushroom. *Nature*, 196, 962–965. <https://doi.org/10.1038/196962a0>
- Hong, Y., Dover, S. L., Cole, T. E., Brasier, C. M., & Buck, K. W. (1999). Multiple mitochondrial viruses in an isolate of the Dutch Elm disease fungus *Ophiostoma novo-ulmi*. *Virology*, 258(1), 118–127. <https://doi.org/10.1006/viro.1999.9691>
- Hoover, K., Wood, D. L., Fox, J. W., & Bros, W. E. (1995). Quantitative and seasonal association of the pitch canker fungus, *Fusarium subglutinans* f. sp. *pini* with *Conophthorus radiatae* (Coleoptera: Scolytidae) and *Ernobius punctulatus* (Coleoptera: Anobiidae) which infest. *The Canadian Entomologist*, 127, 79–91. <https://doi.org/10.4039/Ent12779-1>
- Hoover, K., Wood, D., Storer, A., Fox, J., & Bros, W. (1996). Transmission of the pitch canker fungus, *Fusarium subglutinans* F sp *pini*, to Monterey pine, *Pinus radiata*, by cone- and twig-

- infesting beetles. *Canadian Entomologist*, 128(6), 981–994. Retrieved from http://apps.isiknowledge.com/full_record.do?product=WOS&search_mode=Refine&qid=13&SID=3ALF5aMojnpbpg9lDGn&page=1&doc=10
- Howell, C. R. (2003). A case in point is that of *T. virens*–treated root segments taken from soil heavily infested with propagules of *Macrophomina phaseolina*, the pathogen that causes charcoal rot in a wide range of crops Biological Control of Plant Diseases: the history and . *Plant Disease*, 87(1), 4–10. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2003.87.1.4>
- Iturrutxa, E., Ganley, R. J., Raposo, R., García-Serna, I., Mesanza, N., Kirkpatrick, S. C., & Gordon, T. R. (2013). Resistance levels of Spanish conifers against *Fusarium circinatum* and *Diplodia pinea*. *Forest Pathology*, 43(6), 488–495. <https://doi.org/10.1111/efp.12061>
- Iturrutxa, E., Ganley, R. J., Wright, J., Heppe, E., Steenkamp, E. T., Gordon, T. R., & Wingfield, M. J. (2011). A genetically homogenous population of *Fusarium circinatum* causes pitch canker of *Pinus radiata* in the Basque Country, Spain. *Fungal Biology*, 115(3), 288–295. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2010.12.014>
- Iturrutxa, E., Mesanza, N., Elvira-Recueno, M., Serrano, Y., Quintana, E., & Raposo, R. (2012). Evaluation of genetic resistance in *Pinus* to pitch canker in Spain. *Australasian Plant Pathology*, 41(6), 601–607. <https://doi.org/10.1007/s13313-012-0160-4>
- Jankowiak, R. (2006). Fungi associated with *Tomicus piniperda* in Poland and assessment of their virulence using Scots pine seedlings. *Annals of Forest Science*, 63(7), 801–808. <https://doi.org/10.1051/fores:2006063>
- Juhásová, G., Adamčíková, K., & Robin, C. (2005). Results of biological control of chestnut blight in Slovakia. *Phytoprotection*, 86(1), 19–23. <https://doi.org/10.7202/011710ar>
- Kazmierczak, P., Pfeiffer, P., Zhang, L., & Van Alfen, N. K. (1996). Transcriptional repression of specific host genes by the mycovirus *Cryphonectria hypovirus 1*. *Journal of Virology*, 70(2), 1137–1142.
- Kim, K. W., Lee, I. J., Thounghaleun, V., Kim, C. S., Lee, D. K., & Park, E. W. (2009). Visualization of wound periderm and hyphal profiles in pine stems inoculated with the pitch canker fungus *Fusarium circinatum*. *Microscopy Research and Technique*, 72(12), 965–973. <https://doi.org/10.1002/jemt.20744>
- Kobayashi, T., & Muramoto, M. (1989). Pitch canker of *Pinus luchuensis*, a new disease of Japanese forests. *Forest Pests*, 40, 169–173.
- Landeras, E., García, P., Fernández, Y., Braña, M., Fernández-Alonso, O., Méndez-Lodos, S., Armengol, J. (2005). Outbreak of Pitch Canker Caused by *Fusarium circinatum* on *Pinus* spp. in Northern Spain. *Plant Disease*, 89(9), 1015–1015. <https://doi.org/10.1094/PD-89-1015A>
- Latunde-Dada, A. O. (1993). Biological-Control of Southern Blight Disease of Tomato Caused by *Sclerotium rolfsii* with Simplified Mycelial Formulations of *Trichoderma koningii*. *Plant Pathology*, 42(4), 522–529. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1993.tb01532.x>
- Leslie, J. F., & Summerell, B. A. (2007). The *Fusarium* Laboratory Manual. (Vol. 1–388). <https://doi.org/10.1002/9780470278376>
- Leslie, J. F., & Summerell, B. A. The *Fusarium* Laboratory Manual Blackwell. (John F. Leslie and Brett A. Summerell., Ed.), 1–388 The *Fusarium* Laboratory Manual. (2006). Manhattan.: Blackwell Publishing. <https://doi.org/10.1002/9780470278376>
- Maciá-Vicente, J. G., Jansson, H. B., Abdullah, S. K., Descals, E., Salinas, J., & Lopez-Llorca, L. V. (2008). Fungal root endophytes from natural vegetation in Mediterranean environments with special reference to *Fusarium* spp. *FEMS Microbiology Ecology*, 64(1), 90–105. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00443.x>
- Malinowski, D. P., Zuo, H., Belesky, D. P., & Alloush, G. A. (2005). Evidence for copper binding by extracellular root exudates of tall fescue but not perennial ryegrass infected with *Neotyphodium* spp. endophytes. *Plant and Soil*, 267(1–2), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-2575-y>

- Martínez-Álvarez, P. (2015). Environmentally friendly methods for the integrated management of pine pitch canker (PPC) disease. University of Valladolid - INIA. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Martínez-Álvarez, P., Alves-Santos, F. M., & Diez, J. J. (2012). *In vitro* and *in vivo* interactions between *Trichoderma viride* and *Fusarium circinatum*. *Silva Fennica*, 46(3), 303–316. <https://doi.org/10.14214/sf.42>
- Martínez-Álvarez, P., Pando, V., & Diez, J. J. (2014). Alternative species to replace Monterey pine plantations affected by pitch canker caused by *Fusarium circinatum* in northern Spain. *Plant Pathology*, 63(5), 1086–1094. <https://doi.org/10.1111/ppa.12187>
- Martínez-Álvarez, P., Vainio, E. J., Botella, L., Hantula, J., & Diez, J. J. (2014). Three mitovirus strains infecting a single isolate of *Fusarium circinatum* are the first putative members of the family Narnaviridae detected in a fungus of the genus *Fusarium*. *Archives of Virology*, 159(8), 2153–2155. <https://doi.org/10.1007/s00705-014-2012-8>
- McCain, A. H., Koehler, C. S., & Tjosvold, S. A. (1987). Pitch canker threatens California pines. *California Agriculture*, (DECEMBER), 22–23.
- McNee, W. R., Wood, D. L., Storer, A. J., & Gordon, T. R. (2002). Incidence of the pitch canker pathogen and associated insects in intact and chipped Monterey pine branches. *Canadian Entomologist*, 134(1), 47–58. <https://doi.org/10.4039/Ent13447-1>
- Menzel, W., Jelkmann, W., & Maiss, E. (2002). Detection of four apple viruses by multiplex RT-PCR assays with coamplification of plant mRNA as internal control. *Journal of Virological Methods*, 99(1–2), 81–92. [https://doi.org/10.1016/S0166-0934\(01\)00381-0](https://doi.org/10.1016/S0166-0934(01)00381-0)
- Ministerio de agricultura, pesca y alimentación. (2006). Ministerio de agricultura, pesca y alimentación 10287, 22069–22073.
- Mitchell, R. G. G., Wingfield, M. J. J., Hodge, G. R. R., Steenkamp, E. T. T., & Coutinho, T. a. A. (2013). The tolerance of *Pinus patula*, *Pinus tecunumanii*, and other pine hybrids, to *Fusarium circinatum* in greenhouse trials. *New Forests*, 44(3), 443–456. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9355-3>
- Mitchell, R. G., Wingfield, M. J., Hodge, G. R., Dvorak, W. S., & Coutinho, T. A. (2013). Susceptibility of provenances and families of *Pinus maximinoi* and *Pinus tecunumanii* to frost in South Africa. *New Forests*, 44(1), 135–146. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9306-z>
- Mitchell, R. G., Wingfield, M. J., Hodge, G. R., Steenkamp, E. T., & Coutinho, T. A. (2012). Selection of *Pinus* spp. in South Africa for tolerance to infection by the pitch canker fungus. *New Forests*, 43(4), 473–489. <https://doi.org/10.1007/s11056-011-9293-5>
- Mousseaux, M. R., Dumroese, R. K., James, R. L., Wenny, D. L., & Knudsen, G. U. Y. R. (1998). control of *Fusarium oxysporum* in container-grown, 11–21.
- Nirenberg, H. I., & O'Donnell, K. (1998). New *Fusarium* Species and Combinations within the *Gibberella fujikuroi* Species Complex. *Mycologia*, 90(3), 434.
- Oelmüller, R., Sherameti, I., Tripathi, S., & Varma, A. (2009). Piriformospora indica, a cultivable root endophyte with multiple biotechnological applications. *Symbiosis*, 49(1), 1–17. <https://doi.org/10.1007/s13199-009-0009-y>
- Park, Y., Chen, X., & Punja, Z. K. (2006). Molecular and Biological Characterization of a Mitovirus in *Chalara elegans* (*Thielaviopsis basicola*). *Phytopathology*, 96(5), 468–479. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-96-0468>
- Pearson, M. N., Beever, R. E., Boine, B., & Arthur, K. (2009). Mycoviruses of filamentous fungi and their relevance to plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 10 (1), 115–128.
- Peever, T. L., Liu, Y. C., Wang, K., Hillman, B. I., Foglia, R., & Milgroom, M. G. (1998). Incidence and Diversity of Double-Stranded RNAs Occurring in the Chestnut Blight Fungus, *Cryphonectria parasitica*, in China and Japan. *Phytopathology*, 88(8), 811–817. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1998.88.8.811>
- Pérez-Sierra, A., Landeras, E., León, M., Berbegal, M., García-Jiménez, J., & Armengol, J. (2007).

- Characterization of *Fusarium circinatum* from *Pinus* spp. in northern Spain. *Mycological Research*, 111(7), 832–839. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.05.009>
- Pérez, J. R. R., Taboada, M. F. Á., Cisneros, J. R., Rodríguez, J. M. S. R., & Álvarez, E. M. (2004). Seguimiento y gestión de las masas de *Pinus radiata* d . Don en la comarca de el Bierzo (León). *Cuadernos de La Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 253, 249–253.
- Petrini, O. (1991). Fungal Endophytes of Tree Leaves, in: *Microbial Ecology of Leaves*. Springer-Verlag, New York, 497.
- Pfenning, L. H., Da Silva Costa, S., Pereira De Melo, M., Costa, H., Ventura, J. A., Auer, C. G., Santos, D. (2014). First report and characterization of *Fusarium circinatum*, the causal agent of pitch canker in Brazil. *Tropical Plant Pathology*, 39(393), 210–216. <https://doi.org/10.1590/S1982-56762014000300004>
- Phupiewkham, W., Sirithorn, P., Saksirirat, W., & Thammasirirak, S. (2015). Antibacterial Agents from *Trichoderma harzianum* strain T9 Against Pathogenic Bacteria. *Chiang Mai J. Sci.*, 42, 304–316.
- Richardson, S. N., Walker, A. K., Nsima, T. K., McFarlane, J., Sumarah, M. W., Ibrahim, A., & Miller, J. D. (2014). Griseofulvin-producing *Xylaria* endophytes of *Pinus strobus* and *Vaccinium angustifolium*: Evidence for a conifer-understory species endophyte ecology. *Fungal Ecology*, 11(2011), 107–113. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.05.004>
- Rigling, D., Heiniger, U., & Hohl, H. R. (1989). Reduction of laccase activity in dsRNA-containing hypovirulent strains of *Cryphonectria* (Endothia) *parasitica*. *Phytopathology*. <https://doi.org/10.1094/Phyto-79-219>
- Romón, P., Troya, M., Fernández de Gamarra, M. E., Eguzkitza, A., Iturrondobeitia, J. C., & Goldarazena, A. (2008). Fungal communities associated with pitch canker disease of *Pinus radiata* caused by *Fusarium circinatum* in northern Spain: association with insects and pathogen-saprophyte antagonistic interactions. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 30(2), 241–253. <https://doi.org/10.1080/07060661.2008.10540539>
- Ruano-Rosa, D., Moral-Navarrete, L. Del, Lopez-Herrera, C. J., & Del Moral-Navarrete, L. (2010). Selection of *Trichoderma* spp . isolates antagonistic to *Rosellinia necatrix*. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 8(4), 1084–1097.
- Ruano Rosa, D., & López Herrera, C. J. (2009). Evaluation of *Trichoderma* spp. as biocontrol agents against avocado white root rot. *Biological Control*, 51(1), 66–71. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.005>
- Sakamoto, J. M., Gordon, T. R., Storer, A. J., & Wood, D. L. (2007). The role of *Pityophthorus* spp. as vectors of pitch canker affecting *Pinus radiata*. *The Canadian Entomologist*, 139(6), 864–871. <https://doi.org/10.4039/n07-022>
- Sam Jae Chun, Y.-H. L. (2009). Inheritance of dsRNA in the rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. *Microbiology Letters*, 2(9), 41–44.
- Schmale, D. G., & Gordon, T. R. (2003). Variation in susceptibility to pitch canker disease, caused by *Fusarium circinatum*, in native stands of *Pinus muricata*. *Plant Pathology Journal*, 52(6), 720–725. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2003.00925.x>
- Schumann, U., Ayliffe, M., Kazan, K., & Wang, M.-B. (2010). RNA silencing in fungi. *Frontiers in Biology*, 5(6), 478–494. <https://doi.org/10.1007/s11515-010-0550-3>
- Schweigkofler, W., O'Donnell, K., & Garbelotto, M. (2004). Detection and quantification of airborne conidia of *Fusarium circinatum*, the causal agent of pine pitch canker, from two California sites by using a real-time PCR approach combined with a simple spore trapping method. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(6), 3512–3520. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.6.3512-3520.2004>
- Serra-Varela, M. J., Alía, R., Pórtoles, J., Gonzalo-Jiménez, J., Soliño, M., Grivet, D., & Raposo, R. (2017). Incorporating exposure to pitch canker disease to support management decisions of *Pinus pinaster* Ait. in the face of climate change. *Forest Ecology and Management*, 1–18.

- <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171549>
- Serrano, Y., Iturrutxa, E., Elvira-Recuenco, M., & Raposo, R. (2016). Survival of *Fusarium circinatum* in soil and *Pinus radiata* needle and branch segments. *Plant Pathology*. <https://doi.org/10.1111/ppa.12648>
- Shimosaka, M., Kumehara, M., Zhang, X.-Y., Nogawa, M., & Okazaki, M. (1996). Cloning and characterization of a chitosanase gene from the plant pathogenic fungus *Fusarium solani*. *Journal of Fermentation and Bioengineering*, 82(5), 426–431. [https://doi.org/10.1016/S0922-338X\(97\)86977-2](https://doi.org/10.1016/S0922-338X(97)86977-2)
- Sivan, a, & Chet, I. (1987). Biological control of *Fusarium* crown rot of tomato by *Trichoderma hazianum* under field condition. *Plant Disease*. <https://doi.org/10.1094/PD-71-0587>
- Steenkamp, E. T., Rodas, C. A., Kvas, M., & Wingfield, M. J. (2012). *Fusarium circinatum* and pitch canker of Pinus in Colombia. *Australasian Plant Pathology*, 41(5), 483–491. <https://doi.org/10.1007/s13313-012-0120-z>
- Steenkamp, E. T., Wingfield, B. D., Coutinho, T. A., Zeller, K. A., Wlngfield, M. J., Marasas, W. F. O., & Leslie, J. F. (2000). PCR-based identification of MAT-1 and MAT-2 in the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Applied and Environmental Microbiology*, 66(10), 4378–4382. <https://doi.org/10.1128/AEM.66.10.4378-4382.2000>
- Stefanova, M. (2006). Aplicación de *Trichoderma* y otros antagonistas. *Fitosanidad*, 10(2), 151–163.
- Storer, A. J., Gordon, T. R., & Clark, S. L. (1998). Association of the pitch canker fungus, *Fusarium subglutinans* f.sp. *pini*, with Monterey pine seeds and seedlings in California. *Plant Pathology*, 47(5), 649–656. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.1998.00288.x>
- Storer, A. J. J., Gordon, T. R. R., Dallara, P. L. L., & Wood, D. L. L. (1994). Pitch canker kills pines, spreads to new species and regions. *California Agriculture*, 48(6), 9–13.
- Storer, A. J., Wood, D. L., & Gordon, T. R. (2002). The epidemiology of pitch canker of Monterey pine in California. *Forest Science*, 48(4), 694–700.
- Swett, C. L., & Gordon, T. R. (2012). First Report of Grass Species (Poaceae) as Naturally Occurring Hosts of the Pine Pathogen *Gibberella circinata*. *Plant Disease*, 96, 908.
- Swett, C. L., & Gordon, T. R. (2015). Endophytic association of the pine pathogen *Fusarium circinatum* with corn (*Zea mays*). *Fungal Ecology*, 13, 120–129. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.09.003>
- Vainio, E. J., Müller, M. M., Korhonen, K., Piri, T., & Hantula, J. (2014). Viruses accumulate in aging infection centers of a fungal forest pathogen. *The ISME Journal*, 1–11. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.145>
- Viljoen, A., Wingfield, M. J., & Marasas, W. F. O. (1994). 1st Report of *Fusarium subglutinans* f. sp. *pini* on pine-seedlings in South-Africa. *Plant Disease*. <https://doi.org/10.1094/PD-78-0309>
- Vivas, M., Zas, R., & Solla, A. (2012). Screening of maritime pine (*Pinus pinaster*) for resistance to *Fusarium circinatum*, the causal agent of pitch canker disease. *Forestry*, 85(2), 185–192. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpr055>
- Wang, Z., Gerstein, M., & Snyder, M. (2009). RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. *Nature Reviews Genetics*, 10(1), 57–63. <https://doi.org/10.1038/nrg2484>
- Watt, M. S. S. M. S., Ganley, R. J. R. J. J., Kriticos, D. J. J. D. J., & Manning, L. K. L. K. K. (2011). *Dothistroma needle* blight and pitch canker: the current and future potential distribution of two important diseases of *Pinus* species. *Canadian Journal of Forest Research- Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 41(2), 412–424. <https://doi.org/10.1139/X10-204>
- Weindling, R. (1932). *Trichoderma lignorum* as a parasite of other soil fungi. *Phytopathology*, 22(8), 837–845.
- White, J. F., Bacon, C. W., & Hinton, D. M. (1997). Modifications of host cells and tissues by the biotrophic endophyte *Epichloe amarillans* (Clavicipitaceae; Ascomycotina). *Can. J. Bot.*, 75,

1061–1069.

- Wikler, K. R., Storer, A. J., Newman, W., Gordon, T. R., & Wood, D. L. (2003). The dynamics of an introduced pathogen in a native Monterey pine (*Pinus radiata*) forest. *Forest Ecology and Management*, 179(1–3), 209–221. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00524-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00524-8)
- Wingfield, M. J., Hammerbacher, A., Ganley, R. J., Steenkamp, E. T., Gordon, T. R., Wingfield, B. D., & Coutinho, T. A. (2008). Pitch canker caused by *Fusarium circinatum* - A growing threat to pine plantations and forests worldwide. *Australasian Plant Pathology*, 37(4), 319–334. <https://doi.org/10.1071/AP08036>
- Wingfield, M. J., Jacobs, A., Coutinho, T. A., Ahumada, R., & Wingfield, B. D. (2002). First report of the pitch canker fungus, *Fusarium circinatum*, on pines in Chile. *Plant Pathology*, 51(3), 397–397.
- Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., & Hüttermann, A. (1998). *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. Wallingford: CAB International., 589.
- Zamora, P., González Casas, A., Dueñas, M., San Martín, R., & Diez, J. J. (2017). Factors influencing growth, sporulation and virus transfer in *Cryphonectria parasitica* isolates from Castilla and León (Spain). *European Journal of Plant Pathology*, 148(1), 65–73. <https://doi.org/10.1007/s10658-016-1069-5>
- Zamora, P., Martín, A. B., Rigling, D., & Diez, J. J. (2012). Diversity of *Cryphonectria parasitica* in western Spain and identification of hypovirus-infected isolates. *Forest Pathology*, 42(5), 412–419. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2012.00775.x>
- Zhang, L., De Wu, M., Li, G. Q., Jiang, D. H., & Huang, H. C. (2010). Effect of Mitovirus infection on formation of infection cushions and virulence of *Botrytis cinerea*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 75(1–2), 71–80. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2010.09.001>

SEMLANZA DEL AUTOR



Juan Asdrúbal Flores-Pacheco, cuenta con estudios de Doctorado con mención Internacional (2015-2017) y Máster de Investigación (2014-2015), ambos por el programa de Conservación y Uso Sostenible de Sistemas Forestales del Instituto Universitario de Investigación y Gestión Forestal Sostenible (iuFOR) de la Universidad de Valladolid (UVa), España. Graduado como Ingeniero en Agroecología Tropical por la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, León (UNAN-León) (2005-2010).

Obtuvo un Máster en Medio Ambiente y Recursos Naturales con especialidad en Cuencas Hidrográficas por la Universidad Autónoma de Barcelona (UAB), España (2011-2013). Cuenta con un Postgrado en Métodos y Técnicas de Investigación Científica por la Bluefields Indian & Caribbean University (BICU), Nicaragua (2013). De 2010 a la fecha se desempeñó como Docente e Investigador en la Facultad de Recursos Naturales y Medio Ambiente (FARENA) de la Bluefields Indian & Caribbean University (BICU). Durante este periodo participa como Tutor y Asesor de investigaciones las carreras de Licenciatura en Ecología, Ingeniería Agroforestal y Diplomado en Gestión Ambiental y Cambio Climático. Ha desarrollado colaboraciones, estancias científicas y entrenamientos en Centros de Investigación y Universidades de Nicaragua, España, Portugal, Francia, Turquía, Italia, Rumanía, República Checa y Reino Unido.